

## *Sahnioxylon*, bois mésozoïque à aire disjointe : Chine, Inde et Antarctique occidentale

MARC PHILIPPE<sup>1</sup>, TERESA TORRES<sup>2</sup>, WU ZHANG<sup>3</sup> et SHAOLIN ZHENG<sup>3</sup>

*Mots clés.* – Paléobiogéographie, Paléobotanique, Mésozoïque.

*Résumé.* – *Sahnioxylon* est un parataxon utilisé pour des bois fossiles. Ses caractéristiques primitives le placent entre Bennettiales, Chlamydospermes et Angiospermes homoxylées. Il a été cité du Trias au Crétacé et de la Sibérie à l'Antarctique. *Sahnioxylon* semble donc avoir peu d'intérêt paléobiogéographique. Il s'agit pourtant d'un artefact de taxonomie. En l'état actuel *Sahnioxylon* est établi sur la base de caractères primitifs. Le genre est donc revu en se basant sur des caractères à la valeur évolutive reconnue. Si ces caractères ne permettent pas d'être sûr des affinités botaniques du genre, ils sont suffisants pour établir sa singularité. Les résultats de la révision posent de nombreuses questions paléobiogéographiques, notamment celle d'échanges de taxa continentaux au travers de l'Est de la Téthys au Mésozoïque.

### *Sahnioxylon*, a Mesozoic wood with a loose distribution : China, India and western Antarctica

*Key words.* – Palaeobiogeography, Palaeobotany, Mesozoic.

*Abstract.* – *Sahnioxylon* is a form-genus used for fossil woods. Because of its primitive features, it is at the base of the Anthophytes. Ranging from the Triassic to the Cretaceous and from Siberia to the Antarctica, *Sahnioxylon* seems to be of little palaeobiogeographical interest. This may be because of a taxonomic artefact. Indeed, *Sahnioxylon* is presently based on primitive features. A review of this genus follows, based on features commonly accepted as evolved. These do not allow any certainty about the botanical relationships of the genus, but are enough to assert its unity. The results of this review evoke several questions about biostratigraphy and palaeobiogeography, particularly that of continental taxa exchanges through eastern Tethys during the Mesozoic.

#### ABRIDGED ENGLISH VERSION

The form-genus *Sahnioxylon* BOSE and SAH is used for fossil woods, whose primitive features place it between Cycadeoidea, Gnetales and homoxylous angiosperms [Nishida, 1974]. This genus is quoted from the Triassic to the Upper Cretaceous, and from Siberia to Antarctica through Romania, Middle-Asia and New-Caledonia (fig. 1). It seems thus to be of little palaeobiogeographical interest. In the present state, however, it is a genus based on primitive features. Here a review of *Sahnioxylon* is proposed, based on features commonly accepted as evolved [Carlquist, 1988; Herendeen, 1991]. Without any emendation, the genus is limited to a coherent taxon. Its rank and botanical relationships are not however discussed here as its range is the disputed point.

Our review is based on the revision of the holotypes, of which two thirds have been studied (mainly with classical thin sections but also with scanning electronic microscopy). We have kept in *Sahnioxylon* only the species whose samples show, like the Bose and Sah [1954] syntypes : homoxylous wood with well-marked growth-rings and sharp transition from early to late wood ; late wood often thicker than early wood ; radial pitting, at least in part, scalariform, turning to araucarioid pluriseriate and even araucarioid uniseriate in late wood tracheids ; uni- or biseriate rays (rarely tri-quadriseriate ones, but then without uniseriate extensions) ; radially elongated ray cells with clear abietinean pitting on their tangential walls and araucarioid cross-fields on their radial ones. One may be surprised to see a growth-ring pattern here, in this diagnosis, as this is usually rather environmentally induced. This pattern was constantly encountered under very different conditions, so we assume, like Lemoigne and Torres [1988], that the pattern is genetically determined. The different species which have been described as *Phoroxylon* are also considered, because in 1964 Yatsenko-Khmelevsky and Shilkina synonymized this genus with *Sahnioxylon*. Despite these two genera being effectively closely related, we do not agree with them on this point. *Phoroxylon* is a xylologically well delimited genus and it has a limited range (Cretaceous of Siberia and China).

From our review, we propose to keep within *Sahnioxylon* only : *S. andrewsii* BOSE & SAH, 1954 (Rajmahal Hills, India, late Jurassic or early Cretaceous) ; *S. antarcticum* LEMOIGNE & TORRES, 1988 (South Shetland, Antarctica, late Cretaceous) ; *S. rajmahalense* (SAHNI) BOSE & SAH, 1954 (Rajmahal Hills, India, late Jurassic or early Cretaceous) ; *S. sp.* KUMARASAMY & JEYASINGH, 1995 (Madras area, India, early Cretaceous, may be conspecific with *Mesembrioxylon sp.* SAHNI 1931) ; *S. sp.* TORRES *et al.*, 1995 (South Shetland, Antarctica, early Cretaceous) ; *S. sp.* ZHANG in WANG *et al.*, 1989 (Liaoning, China, Middle Jurassic, fig. 2, here illustrated for the first time). On the other hand we reject from *Sahnioxylon* : *S. angrenicum* KHUDAIBERDYEV & JUNUSOV, 1976 ; *S. australe* (BOUREAU) BOUREAU, 1957 ; *S. aviasii* (BOUREAU) BOUREAU, 1957 ; *S. boureaui* SALARD, 1968 ; *S. diphthericum* SALARD, 1968 ; *S. japonica* (NISHIDA) LEMOIGNE & TORRES, 1988 ; *S. leuthardtii* (KRÄUSEL) YATSENKO-KHMELEVSKY & SHILKINA, 1964 ; *S. neocaledonicum* (BOUREAU) BOUREAU, 1957 ; *S. novaezelandiae* VOZENIN-SERRA & GRANT-MACKIE, 1996 ; *S. scalariforme* (SZE) YATSENKO-KHME-

<sup>1</sup> Université Lyon-I et UMR 5565 du CNRS, 401A Bd. du 11 novembre 1918, F 69622 Villeurbanne cedex.

<sup>2</sup> Universidad de Chile, Fac. Ciencias Agrarias y forestales, casilla 1004, Santiago, Chili.

<sup>3</sup> Shenyang Institute of Geology, Ministry of Geology and Mineral resources, 25 Bailing Dajie, Shenyang 110032, Chine.

Manuscrit déposé le 15 janvier 1998 ; accepté après révision le 1<sup>er</sup> février 1999.

LEVSKY & SHILKINA, 1964; *S. ugamicum* (JARMOLENKO) YATSENKO-KHMELEVSKY & SHILKINA, 1964; *S. uralense* (JARMOLENKO) YATSENKO-KHMELEVSKY & SHILKINA, 1964; *S. sp.* DRAGASTAN & BARBULESCU, 1980; *Homoxylon / Scalaxylon* type wood MEIJER, 1997; *Phoroxylon multiflorum* ZHANG & ZHENG, 1980; *Phoroxylon qieziense* ZHENG & ZHANG, 1982. Finally, after seeing both holotypes, we can assert that *Tetracentronites hungaricum* GREGUSS (1963) and *Pataloxylon scalariforme* SAHNI (1920), two Tertiary species which have sometimes been related to *Sahnioxylon* [Suzuki *et al.*, 1991], have nothing to do with this genus.

The distribution of *Sahnioxylon*, after review, is shown in figure 1. This distribution is astonishing and does not comply with Mesozoic vegetation maps as proposed, for example, by Vakhrameev [1991]. Antarctic Peninsula Cretaceous floras are known to be similar to those of India [Philippe *et al.*, 1995], however, affinities between northern Asia and Gondwana are much rarer. Thus, before any inferences can be drawn, the various possible biases must be considered.

Obviously, the most probable hypothesis is that data are lacking. In this case *Sahnioxylon*'s range would be larger, but unrecognized. It may in places not be preserved, found or published. We cannot totally exclude this, although it should be noted that sediments similar to those found in known *Sahnioxylon* localities are widespread around the world and throughout Mesozoic. Moreover, this genus has led to an unchallenged interest since its discovery in 1930 and thus most, if not all, occurrences have probably been reported.

Nevertheless, this first bias should be considered seriously. Effectively, *Sahnioxylon* has been related to *Ptilophyllum*, via *Bucklandia* [Hsü and Bose, 1952]. This is a cycadeoidean genus related to *Williamsoniaceae*, with a world-wide distribution. Thus, if their relationship is exclusive, *Sahnioxylon*'s range should be the same as that of *Ptilophyllum*. It has been asserted, however, that these genera are not exclusively related [Barale *et al.*, 1991] and several *Bucklandia* species are in fact manoxylic with a narrow wood cylinder [Nishida, 1969; Sze, 1954]. Moreover, Hsü and Bose [1952] admit that the small diameter of their *Bucklandia* stem (6 mm) restricts any affinities they propose with the genus *Sahnioxylon* (the samples of which give an average inferred diameter of 16 cm).

A second possible bias is that some samples that actually belong to *Sahnioxylon* have not been recognized as such. It is quite possible as some species, as *S. andrewsii* for example, show scalariform pitting only in the innermost growth-rings. A portion of *S. andrewsii* from the outer rings would probably be named *Araucariopitys* or *Planoxylon*. There are, however, some other features, such as growth-ring pattern, that can help in the difficult task of determining the genus. As has already been stated, we consider this pattern to be genetically induced. Using the present state of the art, the *Sahnioxylon* pattern is only seen outside this genus, during the Mesozoic, by *Phoroxylon*. As the latter is confined to northeastern Asia, joining it with *Sahnioxylon* will not much change the palaeobiogeographical discontinuity.

A third possibility to be considered is that of parallel evolution. The New-Caledonia and New-Zealand *Homoxylon*, together with the *Sahnioxylon* from India and Antarctica, would be an austral clade which evolved parallel to a boreal one, composed of Chinese *Sahnioxylon* and *Phoroxylon*. As *Sahnioxylon* is based on four evolved features, we reject this hypothesis.

Evidently *Sahnioxylon* is not yet well known. Given that the above three hypotheses are shown to be unlikely, one should consider the possibility that the migrations of continental taxa through the eastern Tethys, which have been demonstrated by Vozenin-Serra and Salard-Chelbodaëff [1994] for the Triassic, carried on at least until the Jurassic.

## INTRODUCTION

*Sahnioxylon* BOSE et SAH est un parataxon utilisé pour des bois fossiles. Ses caractéristiques primitives le placent probablement à la base des Anthophytes, entre Bennettiales, Chlamydospermes et Angiospermes. *Sahnioxylon* a été cité du Trias au Crétacé supérieur et de la Sibérie à l'Antarctique [Khudayberdyev et Junusov, 1976; Dragastan et Barbulescu, 1980; Suzuki *et al.*, 1991; Kumarasamy et Jeyasingh, 1995]. *Sahnioxylon* semble donc avoir une large répartition (fig. 1) et peu d'intérêt paléobiogéographique. Il paraît être un de plus de ces genres qui ont fait dire que les flores mésozoïques étaient globalement uniformes.

Nous pensons cependant qu'il s'agit d'un artefact de taxonomie. En l'état actuel *Sahnioxylon* est en effet hétérogène, de nombreuses espèces y étant rattachées sur la base de caractères primitifs. Le genre a donc été revu en se basant sur ses caractères évolués. Sans émendation de la diagnose originelle, par simple éviction des espèces abusivement rattachées, on peut délimiter un ensemble cohérent. Celui-ci est analysé dans une optique paléobiogéographique.

## MATÉRIEL ET ÉLÉMENTS TAXONOMIQUES

Notre travail s'appuie sur une révision des holotypes, dont les deux tiers ont pu être étudiés. Les collections sont celles de l'Institut de Géologie et Paléontologie de Nankin



FIG. 1. - Répartition de *Sahnioxylon* - point = donnée non retenue après revue; étoile = donnée retenue après revue (Jurassique moyen de Chine du Nord, Jurassique supérieur d'Inde du Nord, Crétacé inférieur d'Inde du Sud, Valanginien des Shetland du Sud et Crétacé supérieur des Shetland du Sud).

FIG. 1. - *Sahnioxylon* distribution - dots = data rejected after review; stars = data accepted after review (Middle Jurassic of northern China, Upper Jurassic of northern India, Lower Cretaceous of southern India, Valanginian of South-Shetland Islands and Upper Cretaceous of South-Shetland Islands).

(IGPN), de l'Institut Komarov à Saint-Pétersbourg (KISP), de l'Instituto Antartico Chileno à Santiago de Chile (INACH), du Laboratoire de Paléobotanique de l'Université de Lyon (LPUL), du Laboratoire de Paléobotanique de l'Université Pierre et Marie Curie à Paris (LPUP), du Queensland Geological Survey à Brisbane (QGS), de l'Université Josef Attila à Szeged (JAS) et de l'Université de Bucarest (LPB). Certains holotypes sont malheureusement apparemment perdus. Les types indiens n'ont pu être revus, mais une illustration de bonne qualité en a été faite [Sahni, 1932; Bose et Sah, 1954]. Un échantillon est illustré ici pour la première fois (fig. 2). Les observations ont été effectuées au microscope optique et en microscopie électronique à balayage, sur un Jeol-35CF à l'Université Lyon-1.

Les divers spécimens qui ont été rattachés au genre *Sahnioxylon* constituent un groupe hétéroclite [Nishida, 1974]. De fait, de nombreux auteurs n'ont retenu comme critères d'appartenance à ce genre que le caractère homoxylé et la présence de ponctuations scalariformes sur la face radiale des trachéides. Ces critères sont primitifs [Boureau et Marguerier, 1987]. Pourtant, dans son travail original, Sahni [1932] souligne bien d'autres caractères, et notamment : la présence de ponctuations sur toutes les faces des cellules de rayons; un pourcentage significatif de rayons bisériés; des rayons en partie hétérogènes; la présence de cernes de croissance d'un type absolument original et quasi-inconnu dans d'autres taxa. Tous ces caractères peuvent être considérés comme évolués [Carlquist, 1988; Herendeen, 1991] et nous pensons que leur concomitance circonscrit un groupe cohérent. En s'appuyant sur ces caractères on peut délimiter, au sein des spécimens attribués jusqu'ici à *Sahnioxylon*, un ensemble pour lequel nous proposons de conserver le rang générique. Les affinités botaniques de *Sahnioxylon* ne seront pas discutées ici, n'étant pas utilisées directement dans le développement.

Nous proposons de ne conserver dans *Sahnioxylon* que les espèces qui montrent : un bois homoxylé, à cernes de croissance composé d'un bois initial passant abruptement à un bois final souvent plus large que l'initial; une pon-

uation radiale des trachéides au moins *pro parte* scalariforme et devenant araucarioïde dans le bois final; des rayons 1- à 2-sériés (exceptionnellement 3- ou 4-sériés mais alors sans longues extensions unisériés); des cellules de rayons allongées radialement, portant de nettes ponctuations abiétinées sur leur paroi tangentielle et des champs araucarioïdes en face radiale. Cette diagnose n'est pas émodée, tout au plus précisée à partir des deux syntypes du protologue [Bose et Sah, 1954]. Les cellules géantes et les cellules commissurales mentionnées par Sahni [1932] ne sont pas considérées ici dans la mesure où elles sont absentes chez *S. andrewsii* [Bose et Sah, 1954].

On peut s'étonner de voir figurer un caractère des cernes de croissance, ceux-ci ayant généralement un déterminisme exogène. Dans la mesure où ce type original de cernes s'est mis en place sous différents paléoclimats (au moins au Crétacé), nous pensons cependant qu'il s'agit d'un caractère endogène [comme Lemoigne et Torres, 1988], probablement lié à un fonctionnement fortement périodique du cambium comme chez les Cycadales [Bork, 1990]. On peut d'ailleurs remarquer que les autres bois trouvés avec *Sahnioxylon* ne montrent jamais le même type de zonation, tant pour le Jurassique que pour le Crétacé.

Une analyse des espèces référées au genre *Sahnioxylon* a donc été faite sur cette base, ainsi que des espèces incluses dans *Phoroxylon*, un genre mis en synonymie taxonomique avec *Sahnioxylon* par Yatsenko-Khmelevski et Shilkina en 1964, mais que nous considérons comme distinct (rayons tous unisériés, ponctuations rondes très rares).

## RÉSULTATS

### Espèces conservées dans le genre *Sahnioxylon*

#### *Sahnioxylon andrewsii* BOSE & SAH, 1954

Kulkipara, Rajmahal Hills, Bihar, India, Jurassique supérieur ou Crétacé basal. L'holotype n'a pas été revu, mais l'illustration du protologue ne laisse aucun doute.

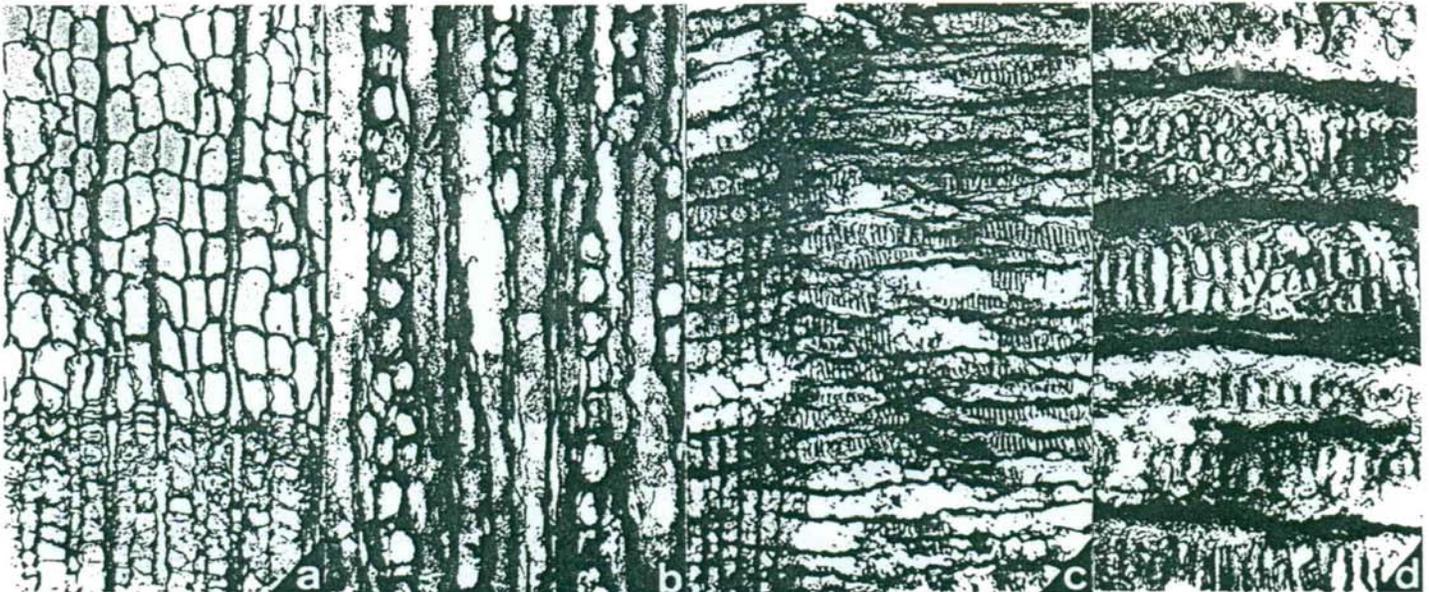


FIG. 2. — *Sahnioxylon* sp. ZHANG in Wang et al., 1989, Jurassique moyen, Liaoning occidental, Chine septentrionale. L'échelle est la largeur de la lettre et vaut 15 microns pour d et 30 microns pour a, b et c. a : limite de cerne en vue transversale. b : vue tangentielle avec rayon bisérié. c : vue radiale d'ensemble. d : détail de la ponctuation radiale.

FIG. 2. — *Sahnioxylon* sp. ZHANG in Wang et al., 1989, Middle Jurassic, western Liaoning, northern China. The letter width is the scale, 15 microns for d and 30 microns for a, b and c. a : growth-ring in cross-section. b : tangential view of a biseriolate ray. c : radial view. d : detail of the radial pitting.

*Sahnioxylon antarcticum* LEMOIGNE & TORRES, 1988

1988 *Sahnioxylon antarcticum* LEMOIGNE<sup>1</sup> & TORRES, Williams Point, Livingston Island, South Shetland, Turonien – Campanien. Holotype vu (INACH, n° PW3/PW3A/PW3B).

1993 *Sahnioxylon antarcticum* LEMOIGNE & TORRES – PHILIPPE *et al.*, même localité que le précédent (LPUL, n° MP 480).

*Sahnioxylon rajmahalense* (SAHNI) BOSE & SAH, 1954

1932 *Homoxylon rajmahalense* SAHNI, localité inconnue des Rajmahal Hills, Bihar, Inde. Ce spécimen, conservé au Geological Survey of India, Calcutta, sous le numéro J 7/249 a été choisi comme lectotype par Yatsenko-Khmelevsky et Shilkina (1964).

1952 *Homoxylon rajmahalense* SAHNI – BHARDWAJ, différentes localités, Rajmahal Hills, Jurassique supérieur ou Crétacé basal [Bose *et al.*, 1990].

1952 *Homoxylon rajmahalense* SAHNI – HSÜ & BOSE, Amarjola, Rajmahal Hills.

1954 *Sahnioxylon rajmahalense* (SAHNI) – BOSE et SAH, Mandro et Onthea, Rajmahal Hills, Birbal Sahni Institute of Palaeobotany, n° 2628 et 4375.

1969 *Sahnioxylon rajmahalense* – GREGUSS, pl. 8 fig. 3, pl. 9 fig. 16 (cadre blanc), fig. 17 (schéma) et fig. 19. Il ne s'agit pas de nouveau matériel mais d'illustrations de Bose et Sah [1954], reprises sans mention – respectivement pl. 2 fig. 12, retournée et agrandie (illustrant en fait *S. andrewsii*), pl. 1 fig. 8 (illustrant *S. rajmahalense*) et pl. 2 fig. 16 (illustrant *S. andrewsii*).

*Sahnioxylon* sp. KUMARASAMY & JEYASINGH, 1995

Sriperumbudur, Tamil Nadu, Inde, formation Sriperumbudur, Crétacé inférieur. Ce spécimen montre clairement les caractères retenus. Il s'agit là de la première mention certaine pour le sud de l'Inde, encore que le *Mesembrioxylon* sp. SAHNI, 1931 de même provenance (Sripermatour Group near Madras) soit très probablement un *Sahnioxylon*.

*Sahnioxylon* sp. TORRES *et al.*, 1995

President Head, Snow Island, South Shetland, Antarctique, Valanginien-Hauterivien, Lames vues à l'INACH, n° N4 et N10.

*Sahnioxylon* sp. ZHANG W. in WANG W. *et al.* [1989]

Xiaofangshen Gou, Région de Dizangsi, Comté de Yixian, Liaoning occidental, formation Haifanggou (et non Lanqui comme il est dit dans Wang *et al.* [1989]), Jurassique moyen. Lames vues, à l'IGPN sous les n° PB 17482, 17483 et 17484. Cet échantillon n'a jamais été décrit et il est illustré pour la première fois (fig. 2). Il s'agit d'un *Sahnioxylon* typique, proche de *S. rajmahalense*. D'autres strates de la même formation ont livré de nombreuses empreintes de Bennettiales, *Anomozamites* sp., *Pterophyllum* sp. pl. et *Tyrmia mirabilis* [Wang *et al.*, 1989].

### Espèces exclues du genre *Sahnioxylon*

*Sahnioxylon angrenicum* KHUDAIBERDYEV & JUNUSOV, 1976

Angren, Ouzbekistan, Asie centrale, Jurassique moyen. La ponctuation radiale rappelle bien *Sahnioxylon* mais le passage du bois initial au bois final est graduel, ce dernier étant peu développé (3 à 5 couches de trachéides seulement). De plus les rayons sont unisériés et homogènes. Enfin il y a des incohérences sur la structure des rayons entre le texte et les figures.

*Sahnioxylon australe* (BOUREAU) BOUREAU, 1957

1955 *Homoxylon australe* BOUREAU, Mara, Nouvelle-Calédonie, Carnien ou Norien.

1968 *Sahnioxylon australe* (BOUREAU) BOUREAU – SALARD, Ile Longue, Nouvelle-Calédonie, Carnien.

1996 *Sahnioxylon (Homoxylon) australe* BOUREAU – VOZENIN-SERRA & GRANT-MACKIE, Nouvelle-Zélande, Norien terminal.

L'holotype (LPUP) montre un passage du bois initial au bois final graduel et une paroi tangentielle des cellules de rayons apparemment intègre [Philippe, 1995]. Le matériel décrit par Salard [1968] ne diffère pas de l'holotype. Celui de VOZENIN-SERRA & GRANT-MACKIE [1996] est proche. Il montre des faux-cernes et les parois les mieux conservées des cellules de rayons semblent intègres (*op. cit.*, pl. 14, fig. 2).

*Sahnioxylon aviasii* (BOUREAU) BOUREAU, 1957

1954 *Homoxylon aviasii* BOUREAU, Baie Inaccessible de St-Vincent, Nouvelle-Calédonie, Hettangien (peut-être repris du Trias). Cette espèce est exclue pour les mêmes raisons que *S. australe*. Par ailleurs, son holotype est perdu depuis longtemps (Salard, com. pers.).

*Sahnioxylon boureaui* SALARD, 1968

Ile Ducos, Nouvelle-Calédonie, Permien supérieur ou Trias. Holotype vu (LPUP). Exclu pour les mêmes raisons que *S. australe*, les rayons sont mal conservés (*op. cit.*, p. 32).

*Sahnioxylon diphtericum* SALARD, 1968

Ile Ducos et Mara, Nouvelle-Calédonie, Carnien ou Norien. Holotype et cotype vus (LPUP). Exclu pour les mêmes raisons que *S. australe*, l'auteur soulignant que les parois terminales des cellules de rayons paraissent lisses (p. 29).

*Sahnioxylon japonica* (NISHIDA) LEMOIGNE & TORRES, 1988

1962 *Tetracentronites japonica* NISHIDA, Japon, Crétacé inférieur.

1991 *Phoroxylon japonicum* (NISHIDA) SUZUKI, JOSHI & NOSHIRO.

L'attribution à *Phoroxylon* nous semble indubitable.

*Sahnioxylon leuthardtii* (KRÄUSEL) YATSENKO-KHMELEVSKI et SHILKINA, 1964

1882 *Protopitys buchiana* GÖPPERT – KRAUS, Neuwelt, Suisse, Keuper.

1955 *Paradoxoxylon leuthardtii* KRÄUSEL.

Les rayons sont quasi tous unisériés, les cernes ténus. Nous pensons que l'inclusion dans *Sahnioxylon* est injustifiée.

*Sahnioxylon neocaledonicum* (BOUREAU) BOUREAU, 1957

1954 *Homoxylon neocaledonicum* BOUREAU, Ile Longue, Nouvelle-Calédonie, Carnien supérieur. L'holotype est malheureusement perdu (Salard com. pers.). Exclu pour les mêmes raisons que *S. australe*. De plus les rayons sont tous unisériés.

*Sahnioxylon novaezelandiae* VOZENIN-SERRA & GRANT-MACKIE, 1996

Southland, Nouvelle-Zélande, Norien supérieur, Trias. Cette espèce montre un fin bois final peu différencié et des rayons qui ne sont qu'exceptionnellement bisériés. Néanmoins, parmi toutes les structures affines décrites pour le Permo-Trias sur la bordure ouest du Pacifique, c'est certainement la plus proche de *Sahnioxylon* tel que nous le redéfinissons, et donc celle qui illustre le mieux les limites de notre approche.

*Sahnioxylon scalariforme* (SZE) YATSENKO-KHMELEVSKI et SHILKINA, 1964

1951 *Phoroxylon scalariforme* SZE, Chengtzeho, Province du Sungkiand, Mandchourie septentrionale, Crétacé inférieur probable.

1954 *Phoroxylon scalariforme* SZE – SZE, Jehol, Chine. Crétacé inférieur.

1964 *Sahnioxylon scalariforme* SZE – YATSENKO-KHMELEVSKI & SHILKINA, Basse-Olenek, delta de la Lena, Si

berie orientale, Crétacé inférieur. Au KISP, sont étiquetés « *Sahnioxylon scalariforme* » : dans la boîte n° 86, N696 (4 lames), N700 (3 lames marquées « holotype ») et un paquet non numéroté de trois lames ; dans la boîte N90, 49-G-3 (2 lames) et un paquet non numéroté de quatre lames. Les lames radiales de N700 ne sont pas bien préservées et les artefacts dus à la diagenèse sont nombreux et trompeurs. Les rayons sont unisériés, il s'agit d'un *Phoroxylon*.

*Sahnioxylon ugamicum* (JARMOLENKO) YATSENKO-KHMELEVSKI et SHILKINA, 1964

1939 *Homoxylon ugamicum* JARMOLENKO, Gorges de Bakhmal, Haut-Ugam, région de Kartachch, Tian Shan, Kazakhstan méridional, Lias. Holotype vu (KISP, n° 203). Ce bois est mal conservé. En coupe transversale on ne voit pas de cernes et les trachéides sont désorganisées. Les coupes longitudinales ne permettent pas d'étudier la structure des rayons. Il y aurait des ponctuations scalariformes à la fois sur les parois radiales et tangentielles des trachéides.

*Sahnioxylon uralense* (JARMOLENKO) YATSENKO-KHMELEVSKI et SHILKINA 1964

1939 *Homoxylon uralense* JARMOLENKO, près de Bogdanowicz, piémont oriental de l'Oural central, Albien ou Aptien. Holotype vu (KISP, n° 33).

1991 *Sahnioxylon uralense* (JARMOLENKO) SUZUKI, JOSHI & NOSHIRO (ces auteurs présentent, par erreur, la combinaison comme nouvelle).

Les cernes sont absents. Les rayons, homogènes et à parois épaisses, sont assez souvent plurisériés.

*Sahnioxylon* sp. DRAGASTAN et BARBULESCU, 1980

Tichilesti, Dobrogee, Roumanie, Bathonien supérieur, Jurassique. Holotype vu (LPB - VM n° 0285). Grâce au Pr. O. Dragastan, nous avons pu revoir l'holotype, qui est en fait un *Agathoxylon* HARTIG.

*Homoxylon / Scalaroxylon* type wood, MEIJER, 1997

Localité non précisée, Europe de l'Ouest, formation Aachen, Crétacé supérieur. Ce bois étant rapporté aux Cycadopsida ou Cycadeoidopsida, une nomenclature désuète explique probablement pourquoi il est décrit sous le nom d'*Homoxylon* au sens de Sahn. Toutefois, avec ses cernes peu marqués et ses rayons comptant jusqu'à 6 cellules en largeur, ce spécimen n'est pas un *Sahnioxylon* typique.

*Phoroxylon multiformum* ZHANG et ZHENG, 1980

Mongolie intérieure, Groupe Xinganling, formation Damoguaihe, Mésozoïque (l'âge précis est incertain, mais il s'agit probablement du Crétacé inférieur). Holotype vu (IGPN). L'appartenance à *Phoroxylon* est confirmée.

*Phoroxylon qiezihense* ZHENG et ZHANG, 1982

Est de la Province du Heilongjiang, Chine centrale, Groupe Jixi, formation Chengzihe, Néocomien basal. Holotype vu (IGPN). Malgré ses rayons occasionnellement bisériés (Pl. 32, Fig. 3 et 6) et ses ponctuations parfois non scalariformes (Pl. 32, Fig. 12), nous confirmons l'attribution à *Phoroxylon*.

*Tetracentronites hungaricum* GREGUSS, 1963, du Miocène de Hongrie, a aussi été rapproché de *Sahnioxylon* [Suzuki et al., 1991]. L'observation des lames types (JAS) nous permet d'infirmer ceci.

Sahn lui-même [1932] rapproche de *Sahnioxylon*, *Pataloxylon scalariforme* du Tertiaire d'Australie [Sahn, 1920]. Après avoir revu les lames types (QGS, n° W130), nous confirmons l'hypothèse de Suzuki et al. [1991] selon laquelle ce dernier est hétéroxylo.

## DISCUSSION

La répartition des spécimens correspondants aux espèces conservées dans le genre *Sahnioxylon* après revue est don-

née dans la figure 1. La répartition de *Sahnioxylon* est étonnante et ne correspond pas à la zonation classique en bandes latitudinales de la végétation du Mésozoïque [Vakhrameev, 1991]. Les affinités entre les flores crétacées des péninsules antarctique et indienne sont connues [Philippe et al., 1995; Cantrill, 1997; Torres et al., 1997] et des connections terrestres sont attestées jusqu'au Crétacé supérieur [Sampson et al., 1998]. Par contre, au Mésozoïque, le nord-est de l'Asie n'a guère d'affinités paléofloristiques gondwaniennes [Serra, 1977], et il faut donc considérer les biais éventuels.

Le premier et le plus évident, serait celui d'une insuffisance des données. Dans cette hypothèse, *Sahnioxylon*, existerait en d'autres endroits mais n'aurait pas été conservé, n'aurait pas été trouvé ou encore n'aurait pas été signalé. Bien que l'on ne puisse pas totalement écarter ces possibilités, elles nous semblent peu probables. Des environnements sédimentaires semblables à ceux où *Sahnioxylon* est connu se trouvent dans bien d'autres régions, tout au cours du Jurassique et du Crétacé. Ce genre montrant des caractéristiques bien particulières et faisant l'objet d'un intérêt non démenti depuis sa découverte en 1930, on peut penser que les échantillons reconnus comme s'y rapportant sont tous signalés.

Malgré tout, des observations nous obligent à considérer sérieusement ce premier biais. En effet, les travaux de Hsü et Bose [1952] indiquent que certains *Bucklandia* (des stipes de Bennettiales) peuvent montrer une anatomie de type *Sahnioxylon*. Par ailleurs, certains *Bucklandia* sont rattachés au genre *Ptilophyllum*, un genre mésozoïque à répartition quasi mondiale utilisé pour des empreintes de feuilles. Donc, si la relation *Ptilophyllum* - *Bucklandia* - *Sahnioxylon* était exclusive, la répartition de *Sahnioxylon* devrait être mondiale. Ce qui est en fait observé ici résulterait bien d'une insuffisance des données. Mais la relation entre ces genres de forme n'est pas exclusive [Barale et al., 1991]. Certains *Bucklandia* montrent un pachyte réduit et manoxylique [Nishida, 1969], ne correspondant en rien aux volumineux trachéidoxyles rapportés à *Sahnioxylon*, et les *Bucklandia* pycnoxyliques ont tous un pachyte moins épais que les *Sahnioxylon* [Sze, 1954]. Hsü et Bose [1952] soulignent d'ailleurs que la convergence de l'anatomie de leur petit *Bucklandia* (diamètre = 6 mm) avec celle des échantillons de *Sahnioxylon* (diamètre moyen = 16 cm) est limitée.

Une deuxième possibilité serait que des bois fossiles se rapportant à ce genre, n'aient pas été reconnus comme tels. Une espèce comme *S. andrewsii*, où des ponctuations scalariformes n'existent que pour les tous premiers cernes, oblige effectivement à considérer cette éventualité. Un fragment de ce bois, pris dans les cernes externes, pourrait être rapporté à *Araucariopitys* ou *Planoxylon*. Il y a cependant d'autres caractères à prendre en compte, et notamment la zonation si particulière des cernes [Yadav et Bhattacharyya, 1994]. Ce type de cerne ne se rencontre au Mésozoïque apparemment que chez *Phoroxylon* et *Sahnioxylon*. *Phoroxylon* étant apparemment cantonné au Crétacé de l'Asie nord-orientale, sa réunion ne changerait guère notre problème de répartition.

Une troisième éventualité à considérer est celle d'une convergence anatomique entre des espèces non congénériques. La zonation si particulière des cernes pourrait être une adaptation à la zone circumpolaire (photopériodisme, climat). Les *Homoxylon* de Nouvelle-Calédonie et de Nouvelle-Zélande, les *Planoxylon* de Nouvelle-Zélande et les *Sahnioxylon* d'Inde, de Nouvelle-Zélande et d'Antarctique constitueraient un rameau austral convergent avec celui boreal des *Sahnioxylon* et *Phoroxylon* d'Asie. Mais l'identité des états de quatre autres caractères évolués originaux (rayons en partie hétérogènes et bisériés, ponctuations sur

les faces tangentielles et transversales des cellules des rayons) nous fait rejeter cette hypothèse. Pour terminer, notons que les échantillons de *Sahnioxylon* n'ont pu être longuement transportés, étant tous trouvés dans des séries volcano-sédimentaires.

D'évidence *Sahnioxylon* n'est pas encore très bien connu. L'analyse présentée ici permet cependant de souligner : (1) l'existence dès le Permo-Trias de formes affines des *Sahnioxylon* en Nouvelle-Calédonie et en Nouvelle-Zélande (*Homoxylon*, *Planoxylon*), alors qu'ailleurs dans le monde rien de semblable n'a été décrit pour cette époque ; (2) l'existence au Jurassique moyen, en Chine, d'un *Sahnioxylon* typique, sans que soient connues ailleurs dans le monde de formes affines ; (3) l'existence au Jurassique terminal - Crétacé de *Sahnioxylon* typiques en Inde et en Antarctique, ainsi que de bois proches, les *Phoroxylon* (Asie nord-orientale) et les *Planoxylon* (Inde et Nouvelle-Zélande notamment). L'histoire de *Sahnioxylon* est donc exclusivement gondwanienne, à l'exception de la donnée du Jurassique de

Chine. Ceci, couplé à la distribution du genre probablement apparenté *Phoroxylon* et à la faible plausibilité des trois biais éventuels recensés, nous conduit à prolonger au moins jusqu'au Jurassique, la possibilité d'échanges de taxons continentaux au travers de l'est de la Téthys qui a été démontrée pour le Permo-Trias [Vozenin-Serra et Salard-Chelbodaëff, 1994].

*Remerciements.* - Pour leur aide précieuse dans les collections nous tenons à remercier vivement Pr. Ovidiu Dragastan (Bucarest), Dr. Dmitri Gromiko (St.-Petersburg), Pr. D.E.P. Jeyasingh (Chennai), Pr. Erzsébet Mihalik (Szeged), Dr. Sue Parfrey (Brisbane), Dr. M. Salard (Paris), Dr. C. Vozenin-Serra (Paris) et Dr. R.R. Yadav (Lucknow). Pour la qualité de leur travail de rapporteur nous remercions, non moins vivement, Marion Bamford (Johannesburg), Brigitte Meyer-Berthaud (Montpellier) et Jean Broutin (Paris). Ce travail a été réalisé en partie dans le cadre de programmes de coopération du CNRS (France) avec l'Academia Sinica (Chine), le CO-NYCIT (Chili) et les Académies des Sciences de Hongrie et de Russie.

## Références

- BARALE G., PHILIPPE M. & THEVENARD F. (1991). - L'approche morphologique en paléobotanique : application à l'étude du Jurassique. - *Géobios*, M.S. 13, 57-67.
- BHARDWAJ D.C. (1952). - On some interesting Jurassic woods from Rajmahal Hills, Bihar. - *Proc. 39th. Ind. Sci. Cong.*, Calcutta, 3, 31-32.
- BORK J. (1990). - Developmental cycles in shoot growth of male *Cycas circinalis*. - *Amer. J. Bot.*, 77, 981-985.
- BOSE M.N. & SAH S.C.D. (1954). - On *Sahnioxylon rajmahalense*, a new name for *Homoxylon rajmahalense* SAHNI, and *S. andrewsii*, a new species of *Sahnioxylon* from Amrapara in the Rajmahal Hills, Bihar. - *The Palaeobotanist*, 3, 1-8.
- BOSE M.N., TAYLOR E.L. & TAYLOR T.N. (1990). - Gondwana floras of India and Antarctica - A survey and appraisal. In : T.N. TAYLOR & E.L. TAYLOR, Eds., *Antarctic palaeobiology*. - Springer Verlag, New York, 118-148.
- BOUREAU E. (1954). - Découverte du genre *Homoxylon* SAHNI dans les terrains secondaires de la Nouvelle-Calédonie. - *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, sér. C, 3, 129-143.
- BOUREAU E. (1955). - Etude paléoxylologique de la Nouvelle-Calédonie (I) : sur un *Homoxylon australe* n.sp., bois fossile du Marais de Mara. - *Bull. Mus. nat. Hist. Nat.*, 2<sup>e</sup> ser., 27, 341-346.
- BOUREAU E. (1957). - Sur certaines espèces homoxylées à ponctuations aréolées scalariformes des flores vivantes et fossiles du Mésozoïque de Nouvelle-Calédonie. - *Proc. 8th. Pacific Sci. Congress*, 4, 346-347.
- BOUREAU E. & MARGUERIER J. (1987). - L'origine et l'évolution du xylème chez les trachéophytes. - *Giorn. bot. italiano*, 119, 89-149.
- CANTRILL D.J. (1997). - Floristics of a Lower Cretaceous freshwater lake deposit from President Head, Snow Island, South Shetland Islands. In : C.A. RICCI, coord., *The Antarctic region : geological evolution and processes*. - Terra Antarctica Publication, Siena, 1017-1022.
- CARLQUIST S. (1988). - *Comparative wood anatomy*. - Springer Verlag, Berlin & Heidelberg.
- DRAGASTAN O. & BARBULESCU A. (1980). - La flore médio-jurassique de la Dobrogée centrale. - *D.S. Inst. geol. geof.*, 65, 77-98.
- GREGUSS P. (1963). - A new homoxylous tree in the Miocene Flora of Hungary, *Tetracentronites hungaricum* nov. sp. - *The Palaeobotanist*, 12, 277-281.
- GREGUSS P. (1969). - Tertiary angiosperm woods in Hungary. - *Akademiai Kiado*, Budapest, 151 pp.
- HERENDEEN P.S. (1991). - Charcoalified angiosperm woods from the Cretaceous of eastern North-America and Europe. - *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 70, 225-239.
- HSÜ J. & BOSE M.N. (1952). - Further information on *Homoxylon rajmahalense* SAHNI. - *Journ. Ind. Bot. Soc.*, 31, 1-12.
- JARMOLENKO A.V. (1939). - Sur les bois mésozoïques d'URSS dépourvus de vaisseaux. - *Soviet. bot.*, 67, 234-245.
- KHUDAIBERDYEV R.K. & JUNUSOV Y.K. (1976). - A new species of *Sahnioxylon* from the Jurassic deposits of Angren (Uzbekistan). - *Bot. Zh.*, 61, 1131-1133.
- KRAUS G. (1882). - Über eine neue *Protopytis* aus der Lettenkohle. - *Ber. Sitz. naturforsch. Ges. Halle*, 1882, 7-8.
- KRÄUSEL R. (1955). - Koniferen und andere Gymnospermen. In : R. KRÄUSEL et G. LESCHIK Eds., *Die Keuperflora von Neuwelt bei Basel*. - *Schweiz. Paleont. Abhandl.*, 71, 1-45.
- KUMARASAMY D. & JEYASINGH D.E.P. (1995). - Occurrence of petrified Bennettitalean wood in the Sriperumbudur Formation, Tamil Nadu, India. In : *National Symposium on new directions in plant biodiversity research*, Bharathidasam University, 1995.
- LEMOIGNE Y. & TORRES T. (1988). - Paléoxylologie de l'Antarctide : *Sahnioxylon antarcticum* n.sp. et interprétation de la double zonation des cernes des bois secondaires du genre de structure (parataxon) *Sahnioxylon* BOSE et SAH, 1954. - *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 306, II, 939-945.
- MEIJER J.J.F. (1997). - Wood remains from the late Cretaceous Aachen Formation. - *Med. Ned. Inst. Toegepaste Geowetenschappen*, 58, 131-137.
- NISHIDA M. (1962). - On some petrified plants from the Cretaceous of Choshi, Chiba Prefecture. - *Jap. J. Bot.*, 18, 87-104.
- NISHIDA M. (1969). - A petrified trunk of *Bucklandia choshiensis*, sp. nov. from the Cretaceous of Choshi, Chiba Prefecture, Japan. - *Phytomorphology*, 19, 28-34.
- NISHIDA M. (1974). - Diagnostic characters between vesselless angiospermous woods and cycadean woods. - *Birbal Sahni Inst. spec. publ.*, 2, 47-49.
- PHILIPPE M. (1995). - Bois fossiles du Jurassique de Franche-Comté (NE-France). - *Palaeontographica*, B, 236, 45-103.
- PHILIPPE M., BARALE G., TORRES T. & COVACEVICH V. (1993). - First study of *in situ* fossil woods from the Upper Cretaceous of Livingston Island, South Shetland Islands, Antarctica : palaeoecological investigations. - *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 317, II, 103-108.
- PHILIPPE M., TORRES T., BARALE G. & THEVENARD F. (1995). - President Head, Snow Island, South Shetland, a key-point for Antarctic Mesozoic palaeobotany. - *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 321, IIa, 1055-1061.
- SAHNI B. (1920). - Petrified plant remains from the Queensland Mesozoic and Tertiary formations. - *Queensland Geol. Surv. Publ.*, 267, 7-38.
- SAHNI B. (1931). - Revision of Indian fossil plants. Part II : Coniferales. - *Palaeontologia indica*, 11, 51-124.

- SAHNI B. (1932). – *Homoxylon rajmahalense*, gen. et sp. nov., a fossil angiospermous wood, devoid of vessels, from the Rajmahal Hills, Behar. – *Palaeontologia indica*, **20**, 1-19.
- SALARD M. (1968). – Contribution à la connaissance de la flore fossile de Nouvelle-Calédonie. – *Palaeontographica B*, **124**, 1-44.
- SAMPSON S.D., WITMER L.M., FORSTER C.A., KRAUSE D.W., O'CONNOR P.M., DODSON P. & RAVOAVY F. (1998). – Predatory dinosaur remains from Madagascar : implications for the Cretaceous biogeography of Gondwana. – *Science*, **280**, 1048-1051.
- SERRA C. (1977). – Sur une pénétration insolite de Gymnospermes australes dans le Sud-Est asiatique au Mésozoïque. – *C. R. Acad. Sci.*, Paris, D, **285**, 1419-1421.
- SUZUKI M., JOSHI L. & NOSHIRO S. (1991). – *Tetracentron* wood from the Miocene of Noto Peninsula, Central Japan, with a short revision of homoxylitic fossil woods. – *Bot. Mag. (Tokyo)*, **104**, 37-48.
- SZE H.C. (1951). – Petrified woods from northern Manchuria. – *Science Record (Beijing)*, **4**, 443-457.
- SZE H.C. (1954). – On the structure and relationship of *Phoroxylon scleriforme* SZE. – *Acta Palaeont. Sinica*, **2**, 347-354.
- TORRES T., PHILIPPE M., GALLEGUILLOS H. & HAUCK F. (1995). – Nuevos descubrimientos de restos vegetales en la isla Snow, Shetland del Sur, Antártica. – *Bol. ant. chileno*, mayo 1995, 25-28.
- TORRES T., BARALE G., THEVENARD F., PHILIPPE M. & GALLEGUILLOS (1997). – Morfología y sistemática de la flora del Cretácico Inferior de President Head, isla Snow, archipiélago de las Shetland del Sur, Antártica. – *Ser. Cient. INACH.*, **47**, 59-86.
- VAKHRAMEEV V.A. (1991). – Jurassic and Cretaceous floras and climates of the earth. – Cambridge University Press, Cambridge, 318 pp.
- VOZENIN-SERRA C. & SALARD-CHEBOLDAEFF M. (1994). – Les données paléobotaniques dans le Sud-Ouest Pacifique au Permo-Trias – leurs confrontations aux modèles géodynamiques. – *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.*, **1**, 54-64.
- VOZENIN-SERRA C. & GRANT-MACKIE J.A. (1996). – Les bois noriens des terrains Murihiku – Nouvelle-Zélande – Intérêt paléophytogéographique. – *Palaeontographica B*, **241**, 99-125.
- WANG W., ZHENG S., ZHANG L., PU R., WU H., JU R., DONG G. & YUAN H. (1989). – Mesozoic stratigraphy and palaeontology of Western Liaoning. – Geol. Publ. House, Beijing, 168 p.
- YADAV R.A. & BHATTACHARYYA A. (1994). – Growth ring features in *Sahnioxylon* from Rajmahal Hills and their climatic implications. – *Current Science*, **67**, 739-740.
- YATSENKO-KHMELEVSKI A. & SHILKINA I.A. (1964). – New findings and review of genus *Sahnioxylon*. – *Palaeont. J.*, Moscow, **3**, 100-110.
- ZHANG W. & ZHENG S. (1980). – Class Coniferopsida. In : Shenyang Institute of Geology and Mineral Resources, Ed., Palaeontological Atlas of Northeast China, Mesozoic and Cenozoic volume. – Geological Publishing House, Beijing, 307-308.
- ZHENG S. & ZHANG W. (1982). – Fossil plants from Longzhaogou and Jixi Groups in Eastern Heilongjiang Province. – *Bull. Shenyang Inst. Geol. Min. Res.*, **5**, 277-349.